Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section B, nº 2 : 71-95.

Essai de phyllotaxie dynamique interprétée comme primitive

par Nicolas Hallé *

(Suivi de : « *Remarques sur le Mémoire de N. Hallé* », par M. Guédès *, p. 91-94.)

Résumé. — L'étude des trames phyllotaxiques denses permet de reconnaître des caractères dynamiques faisant appel à de faibles variations de l'angle de divergence ; ces caractères sont reconnus comme primitifs. Des modèles articulés fournissent une nouvelle méthode géométrique d'appréciation de l'angle idéal de divergence et permettent de comprendre le mécanisme juvénile ou primitif de passage d'une disposition phyllotaxique à une autre. Cette méthode complète l'appareil de démonstration de C. de Candolle qui présente les caractères d'une phyllotaxie évoluée sans possibilités de torsions corrélatives aux allongements et aux accroissements en diamètre, mais aussi sans liens satisfaisants avec les données ontogéniques. Des remarques subséquentes de M. Guédès concilient les idées neuves de l'auteur avec les vues classiques.

Abstract. — Study of dense phyllotactic lattices shows dynamic characters associated with slight variations of the angle of divergence ; those characters are taken to be primitive. Articulated models are helpful to devise a new method of approximation of the golden section or limit angle of divergence and to understand a primitive transitional mechanism between phyllotactic patterns. This method completes C. de Candolle's demonstration apparatus showing an advanced or steady phyllotaxy with no torsions correlated with stem lengthening and widening, and also with no satisfying links with ontogenic data. Subsequent remarks by M. Guédès reconcile author's new ideas with classical views.

Notre propos est d'aborder la phyllotaxie d'une façon assez inhabituelle. Délaissant les développements mathématiques et algébriques chers aux frères Bravais (1837, 1839) ou à Leigh (1972), nos observations sont fondées sur une méthode empirique et font apercevoir des aspects nouveaux plus faciles à mettre en évidence sur des trames denses que sur des rameaux grêles ; les trames denses nous serviront donc de point de départ, à l'encontre de la plupart des manuels de Botanique qui initient à la phyllotaxie à partir de rameaux grêles à feuilles espacées comme ceux des Hêtre, Chêne, Prunier, Pêcher, Amandier, Bouleau, etc., (voir Lindley, 1835 ; Richard, 1852 ; Van Tieghem, 1884 ; Chodat, 1911 ; Costantin *in* Van Tieghem, 1918, et une foule d'autres auteurs) ; moins nombreux sont ceux qui partent de la pomme de Pin (Emberger, 1961). Or nous estimons que les cas d'apparente simplicité sont les plus difficiles à interpréter. Au contraire quand les feuilles sont à la fois nombreuses et serrées, formant une trame phyllotaxique dense, tout nous induit à penser que l'arrangement des feuilles présente des ressemblances avec celui de leur propre stade ontogénique. Des travaux comme ceux de Corner (1949) ou de F. Hallé et Oldeman (1970), incitent aussi à considérer de telles trames comme primitives. Lors de l'apparition, au cœur du bourgeon, des primordiums foliaires, ceux-ci ont des dispositions presque tou-

* *Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue de Buffon 75005 Paris.*

jours jointives dont les phénomènes de croissance ont pour effet de modifier, occasionnellement de perturber, l'arrangement. Notre point de vue est donc, de prime abord, que les arrangements phyllotaxiques les plus denses sont aussi les plus compréhensibles.

Dans un précédent travail nous avons montré que l'analyse fine de l'apex du cône de Pin maritime par la méthode des aires parastiques continues (N. HALLÉ, 1979*a* et *b*) enrichit la théorie de la spirale génératrice de BRAUN (1831, 1835) en montrant certains aspects du passage d'un type phyllotaxique à un autre. Sans faire appel ici à une telle méthode topologique, mais à des mesures angulaires et à des essais sur modèles expérimentaux articulés, tout en laissant les analyses de bourgeons terminaux à leurs spécialistes, nous proposons une nouvelle approche dynamique du problème.

I. CARACTÈRES DES TRAMES PHYLLOTAXIQUES DENSES

1. Définitions

A cause de l'emploi particulier de divers termes pratiques, il convient de présenter à notre façon quelques définitions préliminaires.

Une *trame* est la surface d'un axe ou tige semée d'insertions foliaires. On l'étudie déroulée en plan (fig. 1) ou, éventuellement, en éléments de plans obtenus par découpage afin de respecter les angles des mailles. Les projections et les diagrammes sont trompeurs lorsqu'ils ne respectent pas les angles des mailles.

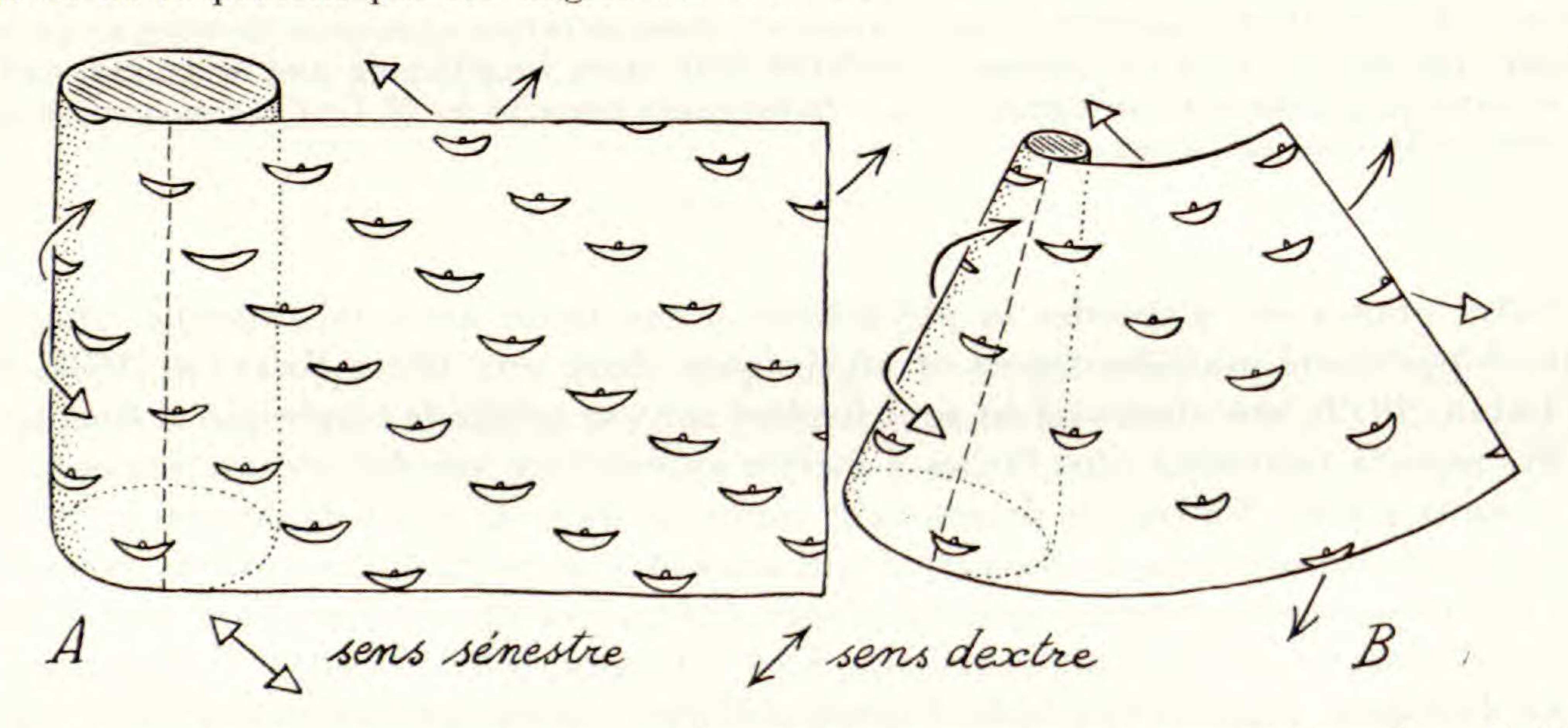


FIG. 1. — Trames phyllotaxiques présentées en plan et schématiquement : A, à partir d'une tige cylindrique ; B, à partir d'une tige conique.

Une *parastique* est une ligne qui souligne un arbitraire alignement oblique d'insertions foliaires schématisées par des points (au niveau des nœuds au sens d'ARNAL, 1962). Les parastiques sont appelées aussi spirales secondaires car chacune n'intéresse qu'une fraction des insertions foliaires. La même trame permet toujours de tracer des parastiques dextres (en vue externe, du bas à gauche, vers le haut à droite, voir A. DE CANDOLLE, 1880 : 201) et des parastiques sénestres (du bas à droite, vers le haut à gauche).

La *spirale génératrice* dite aussi primaire ou fondamentale s'aligne sur la totalité des insertions en une spirale parfois très serrée. Dans chaque cas elle peut être considérée comme dextre ou comme sénestre, l'une des possibilités étant un tracé par le plus court chemin, l'autre par un chemin plus long en sens inverse. Nous donnons la préférence à la voie courte, comme il est d'usage.

Orthostiques : Entre les plus redressées des parastiques dextres et les plus redressées des parastiques sénestres, on peut parfois trouver un alignement d'insertions foliaires rigoureusement longitudinal ou vertical, parallèle à l'axe des tiges cylindriques ou ligne de plus grande pente des tiges coniques, il s'agit d'une orthostique. Faute de pouvoir certifier la rigueur des alignements qui les définissent, les orthostiques sont parfois de faibles approximations d'un intérêt douteux (fig. 2C).

Un *verticille* est un alignement transversal ou horizontal passant, en cercle fermé, par deux ou plus de deux insertions : on peut préciser verticille dimère, trimère, etc. Les verticilles se situent dans des plans perpendiculaires aux orthostiques. Les arrangements phyllotaxiques comportant des verticilles ne seront pas étudiés dans cet essai (fig. 2C).

Un *système de parastiques* se compose d'un ensemble régulier, faisant le tour d'une tige

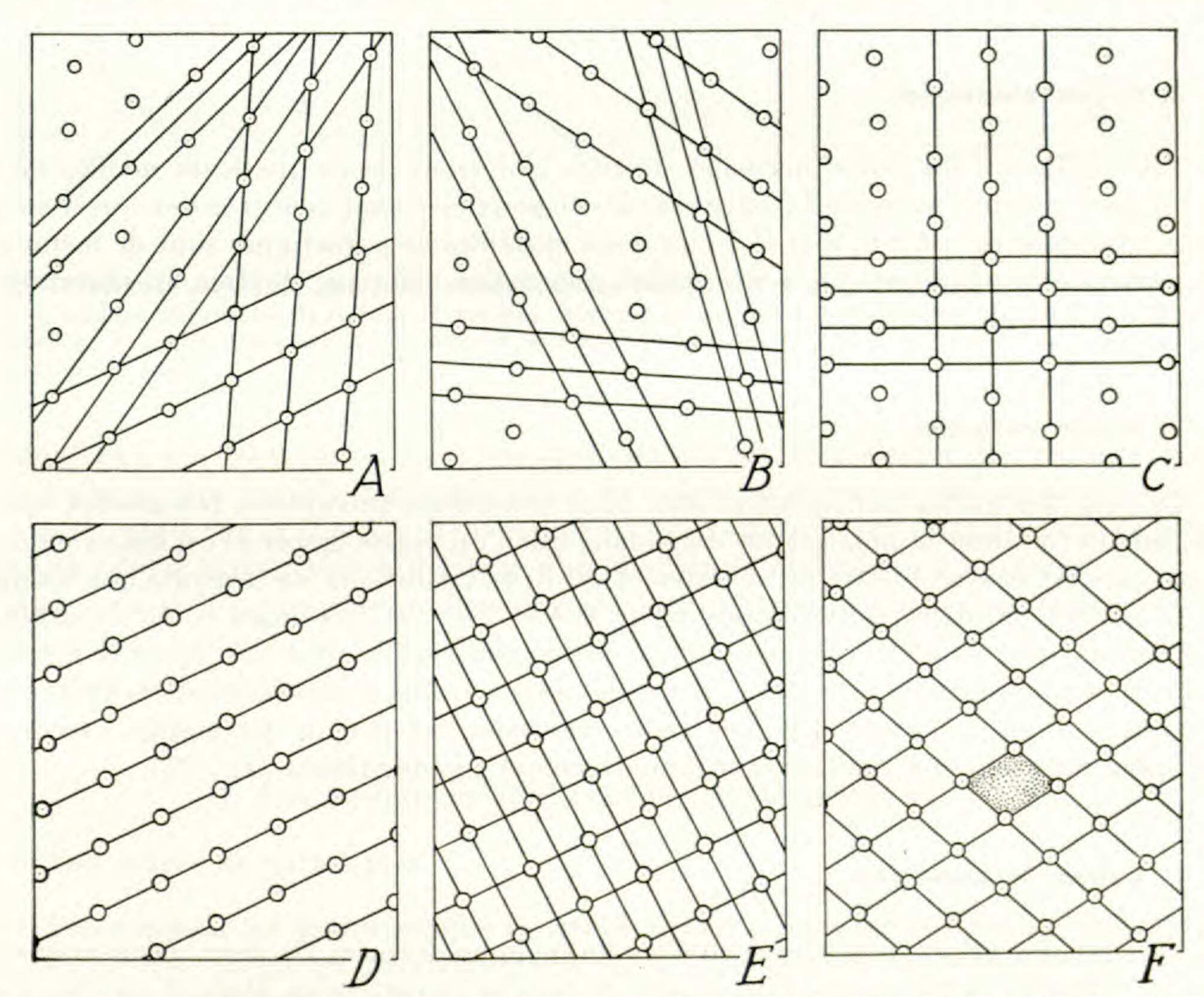


Fig. 2. — Schémas phyllotaxiques (les ronds situent les insertions foliaires) : A, quelques parastiques dextres ; B, quelques parastiques sénestres ; C, orthostiques (verticales) et verticilles (horizontaux) ; D, système de parastiques ; E, fausse grille ; F, grille normale avec maille normale.

et joignant toutes les feuilles, de parastiques « parallèles » de même sens et de même ordre (fig. 2D). L'expression s'emploie classiquement dans le sens que nous préférons réserver au terme de grille (voir ci-après).

L'*ordre d'une parastique* correspond au nombre total des parastiques du système auquel elle appartient à un niveau donné.

Une *fausse grille* est la figure obtenue par superposition de deux systèmes de parastiques où certains croisements ne correspondent pas à des insertions foliaires (fig. 2E).

Une *grille* est une trame sur laquelle sont tracés deux systèmes de parastiques qui ne se coupent que sur des insertions foliaires, et sur la totalité d'entre elles, entre deux niveaux donnés (fig. 2F).

Une *maille* est l'élément graphique simple d'une grille ; les mailles sont des quadrilatères aux diagonales égales (rectangles, carrés) ou inégales (parallélogrammes, losanges) ; aux côtés égaux (carrés, losanges), égaux par paires (rectangles, parallélogrammes) ou inégaux en dehors des zones homogènes privilégiées les plus favorables à l'étude. Les ensembles homogènes de mailles forment des grilles de différents types, parmi lesquelles les grilles anormales sont à distinguer en premier pour mieux les éviter.

2. **Grilles anormales**

Elles diffèrent des grilles normales décrites ci-dessous en ce que leurs mailles ne sont pas les plus courtes (mesurer la plus grande diagonale) parmi toutes celles que l'on peut tracer (exemples fig. 3A : b, d et f). Si les deux systèmes de parastiques sont de même sens, soit dextres soit sénestres, on a des grilles anormales obliques, dextres ou sénestres (ex. fig. 3A : c, e et g).

3. **Grilles normales**

Ce sont des grilles qui satisfont aux deux conditions suivantes : les mailles sont les plus courtes (mesurer la plus grande diagonale) que l'on puisse tracer ; l'un des systèmes de parastiques est dextre, l'autre est sénestre. A ces deux conditions, on constate que les angles de ces mailles normales sont compris entre 60° et 120°, et que leurs côtés s'écartent de l'horizontale, comme de la verticale suivant des angles supérieurs à 15°. Dans la figure 3A, *a* est une maille normale ; ses deux paires de côtés parallèles déterminent les systèmes de parastiques d'une grille normale. Les grilles normales ont parfois des mailles carrées (fig. 3B), plus rarement des mailles approximativement rectangulaires (fig. 3C).

4. **Grilles de transition**

Ce sont des grilles normales à mailles losangiques formées de deux demi-mailles qui sont des triangles équilatéraux, d'où le nom de mailles équilatérales. Dans ce cas des mailles semblables peuvent être tracées en remplaçant un des systèmes de parastiques par un autre disposé à 60° du premier. Les mailles obtenues sont homologues de celles du premier cas.

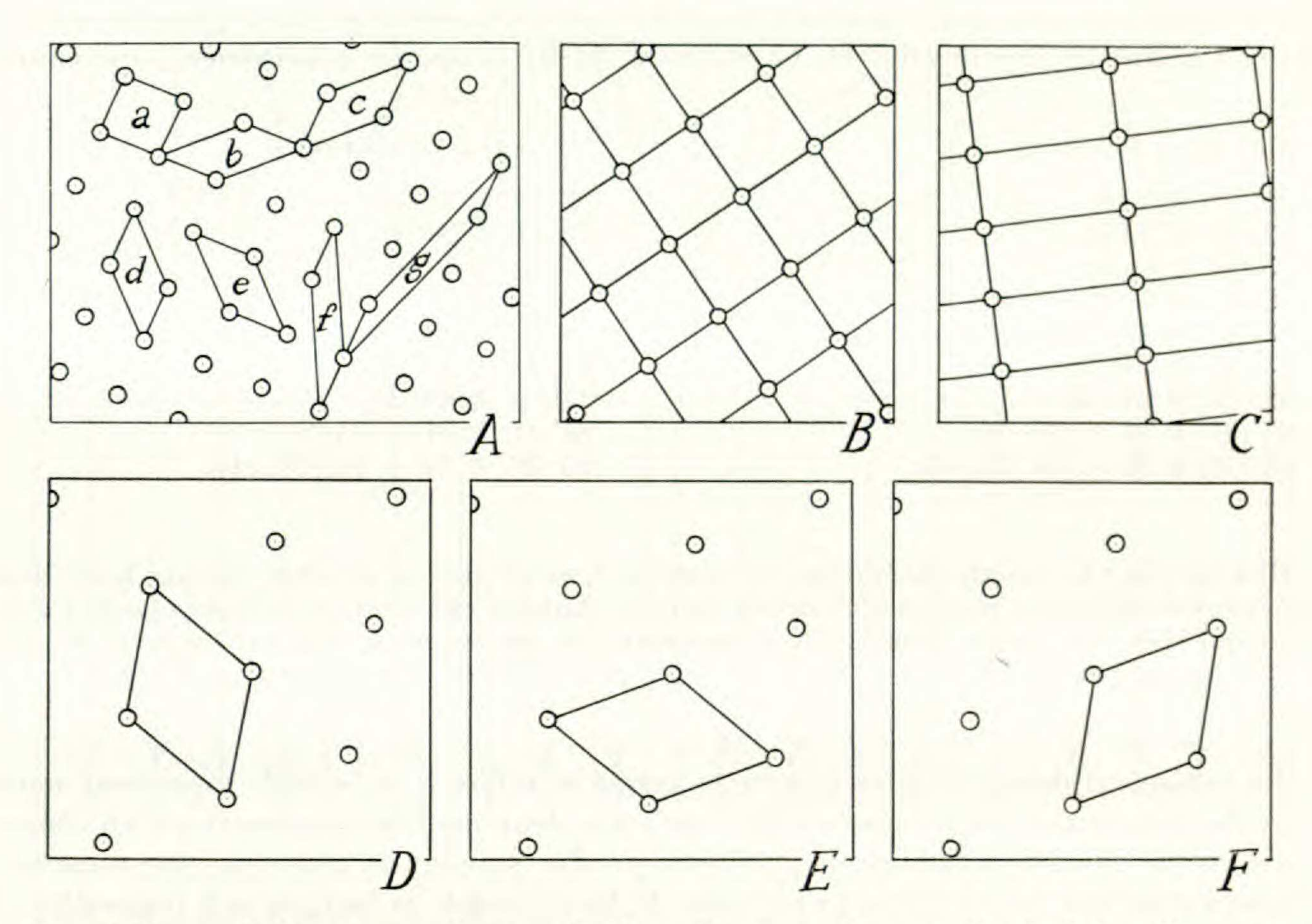


Fig. 3. — Schémas phyllotaxiques : A, exemples de mailles (a, maille normale ; b, d, f, mailles anormales ; c, g, mailles anormales dextres) ; B, mailles carrées ; C, mailles rectangulaires ; D, maille équilatérale dressée ; E, maille équilatérale couchée ; F, maille anormale dextre : D, E et F ont la même trame équilatérale de base.

Mais dans l'un des deux cas on a des losanges dits *couchés*, dans l'autre des losanges *dressés*, suivant que la plus grande diagonale forme un angle de moins de 45° ou de plus de 45° avec l'horizontale (fig. 3 D et E). Nous serons amené à montrer que cette alternative permet de comprendre le mécanisme de passage d'un modèle phyllotaxique à un autre.

Aux deux grilles de transition homologues on peut encore comparer un modèle anormal ayant ses deux systèmes de parastiques de même sens. La figure 3F s'obtient à partir de la même trame que 3D et 3E.

II. Les variables des trames phyllotaxiques

1. **Les ordres de parastiques**

Si l'on examine un grand nombre de grilles normales, carrées ou non, on constate que dans chaque cas, parmi les parastiques des deux systèmes, les moins redressées sont les moins nombreuses, les plus redressées les plus nombreuses. Comme Schimper (1830), comme Braun (1831) et avec les nombreux auteurs qui les ont imités ou suivis, on trouve avec une constance spéciale et très remarquable, chez de très nombreuses Phanérogames, les ordres

de parastiques suivants qui, combinés en grilles normales, donnent deux grandes séries de modèles suivant le sens dextre (D) ou sénestre (S) de la spirale génératrice (voie courte).

Modèles dextres	Modèles sénestres
1 (D) & 2 (S)	1 (S) & 2 (D)
2 (S) & 3 (D)	2 (D) & 3 (S)
3 (D) & 5 (S)	3 (S) & 5 (D)
5 (S) & 8 (D)	5 (D) & 8 (S)
8 (D) & 13 (S)	8 (S) & 13 (D)
13 (S) & 21 (D)	13 (D) & 21 (S)
21 (D) & 34 (S)	21 (S) & 34 (D)
34 (S) & 21 + 34 (D)	34 (D) & 21 + 34 (S)
55 (D) & 34 + 55 (S), etc.	55 (S) & 34 + 55 (D), etc.

Remarques : La spirale génératrice, ou système 1, est dextre ou sénestre, suivant les individus ou suivant les différentes pousses d'un même individu. Comme elle n'est pas toujours facile à suivre. notamment dans les trames denses, il est important de remarquer qu'elle est toujours de même sens que les parastiques d'ordre 3, 8, 21, 55 (etc.) et à l'inverse des parastiques d'ordre 2, 5, 13, 34 (etc.).

Le tableau ci-dessus montre que toute trame se réfère à un modèle ; que tout modèle est proche d'un autre modèle plus simple ; qu'entre deux modèles proches il y a en commun un système de parastiques. Ainsi de proche en proche, suivant un processus que nous matérialiserons plus loin, toute trame se rattache de façon simple et logique aux trames les plus simples, généralement celles des plantules, de l'espèce considérée.

2. **Théorie des billes**

Au sommet d'une tige, le méristème terminal donne naissance à des ébauches de feuilles ou primordiums foliaires qui sont visibles à la dissection sous forme de très petites bosses hémisphériques presque toujours étroitement juxtaposées. C'est la croissance de la tige, simultanément transversale et longitudinale, qui déterminera leur distribution macroscopique ultérieure. En pratique, ces primordiums paraissent se comporter entre eux comme des billes lâchées en une suite continue, du haut d'un plan incliné sur un lot de billes déjà stabilisées par des contacts réciproques. On observe que l'arrangement final est, soit très stable et « équilatéral » (fig. 4A), soit relativement stable et en « carré » (fig. 4B). Les schémas d'arrangements C à F, figure 4, montrent en C, D et E la réalisation de dispositions stables, et aussi conformes à la loi d'alternance, qui semblent bien refléter la réalité des trames à l'état d'ébauches ; c'est ainsi que paraissent s'organiser au stade ontogénique les grilles normales équilatérales. Cette disposition paraît préférable à celle obtenue dans la figure 4F dont l'équilibre est instable, qui ne respecte pas la loi d'alternance et que l'on n'observe pas dans les méristèmes.

La stabilisation des billes vers la droite dans la figure 4D ou vers la gauche dans la figure 4E, reflète encore très exactement les difficultés pour la plante à « placer » ses feuilles suivant un angle idéal de divergence ou γ qui, pour deux feuilles successives de la spirale

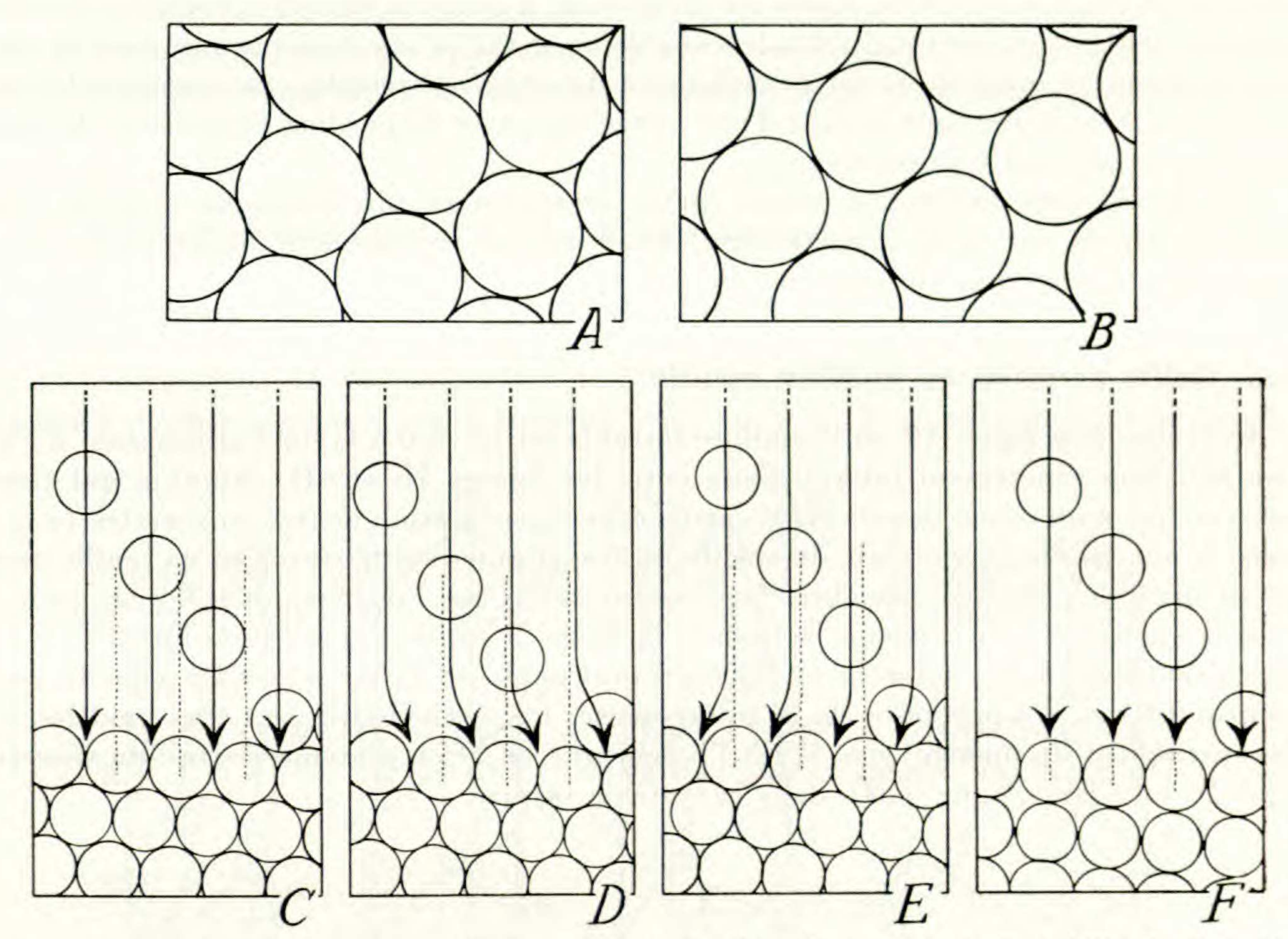


Fig. 4. — Théorie des billes : A, disposition équilatérale ; B, disposition en carré ; C, stabilisation immédiate et rigoureuse des billes ; D, stabilisation des billes après décalage vers la droite ; E, stabilisation avec décalage vers la gauche ; F, disposition en carré avec équilibre instable non conforme à la loi d'alternance.

génératrice, est d'environ 137°,5. Dans le cas schématisé par la figure 4C, l'angle idéal est trouvé d'emblée dans la position la plus stable, ce qui est rare ; dans les cas 4D et 4E, il y a stabilisation dans des positions respectivement moins ouvertes ou plus ouvertes que l'angle idéal. Cette sorte d'ajustement angulaire est présenté ainsi par A. Cuénod (1954) : « la consigne angulaire persiste, mais par une sorte d'opportunisme pour ne pas superposer trop immédiatement un organe à un autre, l'angle de divergence se modifie tout en restant la norme générale ». Il n'est pas impossible en outre que des rapports existent entre cette recherche de stabilisation phyllotaxique et les phénomènes de nutation et de circumnutation (Dutrochet, 1843 ; Van Tieghem, 1884).

3. **Grilles équilibrées**

De la précédente théorie on peut déduire que les grilles parfaitement équilibrées sont les grilles normales équilatérales. Or cette disposition réalisée lors de l'ontogénie peut persister, si la croissance longitudinale de la tige est équilibrée par une croissance proportionnelle en diamètre. Et c'est en effet ce que l'on observe chez des pachycaules, Cycadacées, Palmiers, et divers représentants les plus primitifs des modèles architecturaux décrits par

F. Hallé et Oldeman (1970). Dans les autres cas, à partir d'ébauches foliaires en trame homogène, une croissance longitudinale variable ou rythmée, en dysharmonie avec la croissance en diamètre, produit en fin de croissance des trames variables, par exemple les unes serrées, les autres lâches tout au long d'une même tige, avec disparition progressive de toutes les mailles équilatérales primitives.

Ces divers faits incitent à penser qu'un arrangement phyllotaxique dont la trame permet de tracer une grille normale équilatérale est un arrangement fondamental propre à éclairer les dispositions diverses qui en dérivent.

4. **Grilles normales en équilibre instable**

Revenons à la figure 4F où l'équilibre instable est un défi à la loi d'alternance, il s'agit d'une situation exactement intermédiaire entre les figures 4E et 4D, situation qui correspond à ce que nous avons appelé grille carrée. Une légère torsion dextre ou sénestre ($\gamma \pm \varepsilon$) permet à une maille équilatérale dressée de se transformer successivement en maille carrée puis en maille équilatérale couchée. Dans un système que l'on peut qualifier de primitif, les mailles peuvent varier, comme le montre la figure 5, autour des positions instables C et C' et la rigueur des angles, notamment ceux qui sont notés sur la figure, est un gage du caractère primitif (= peu perturbé) de la trame dense. La méthode qui suit, des modèles articulés, permettra de montrer que B est l'homologue de D en système dextre (ou sénestre), et que B' est l'homologue de D' dans le système inverse.

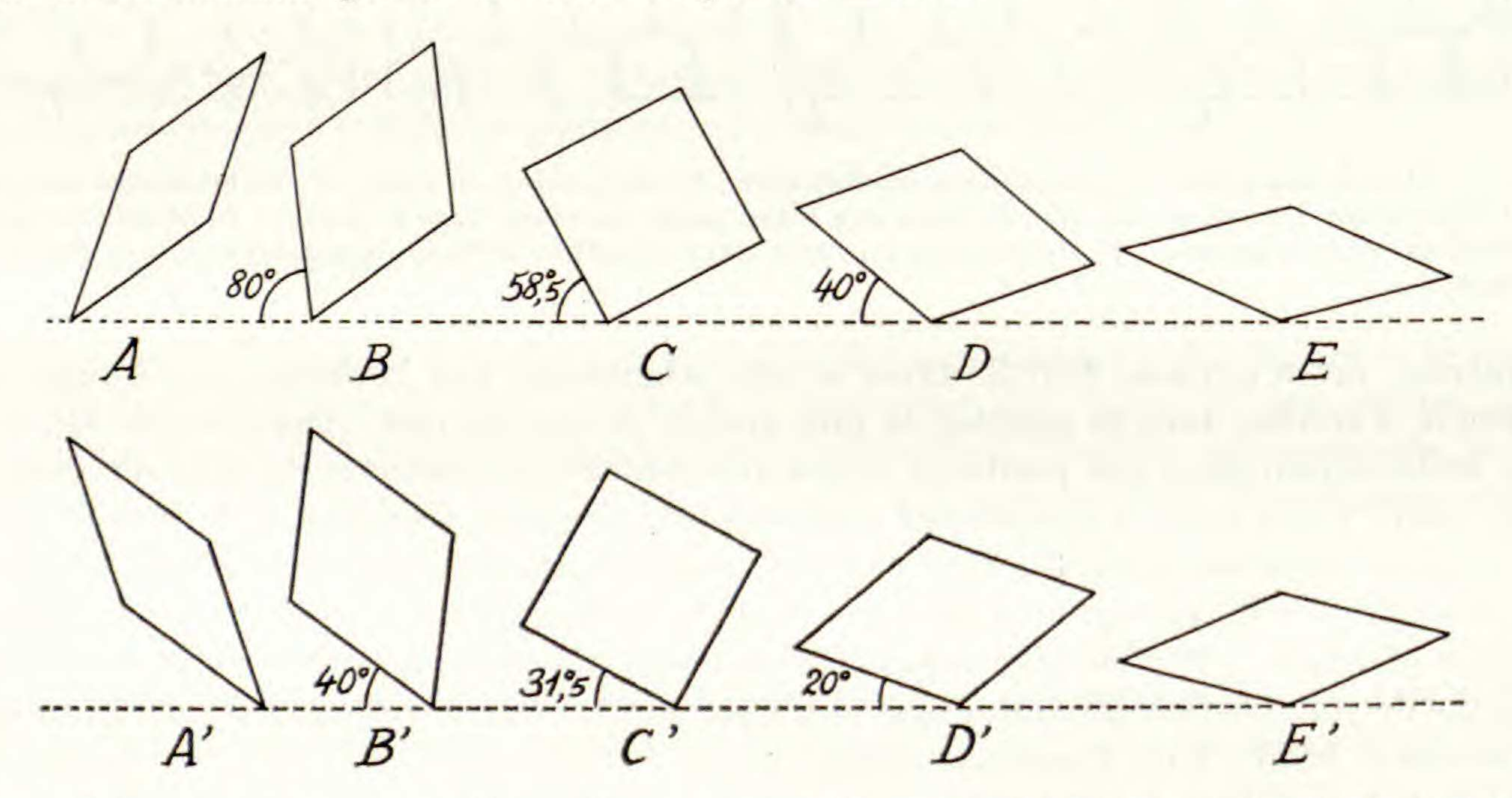


Fig. 5. — Déformation progressive des mailles en système dynamique dextre ou sénestre (A-E) et en système inverse (A'-E'). Les angles correspondent aux positions-clé (mailles équilatérales ou carrées) qui révèlent le caractère primitif de la trame, parce que non modifié par les modalités de la croissance.

III. Les modèles articulés

Dans deux précédentes notes nous avons montré que les cônes de Pins présentent plusieurs zones qui partagent la trame phyllotaxique au niveau apparent des écussons.

Afin d'expliquer le mécanisme de passage d'une zone à l'autre, et pour montrer la continuité d'un phénomène qui pourrait apparaître comme discontinu (si l'on s'en tient à l'étude des aires parastiques continues), des montages expérimentaux d'intérêt plus général ont été réalisés.

1. **Montage phyllotaxique 8 & 13, exemple pratique**

Le matériel consiste en languettes de carte raide : soit 13 languettes de 270 × 6 mm, et 8 languettes de 420 × 6 mm. Des perforations sont faites au poinçon tous les 25 mm, soit 10 perforations sur les languettes de 27 cm et 16 sur celles de 42 cm. L'assemblage consiste à réaliser une couronne déformable (voir fig. 7, 8, 12) qui est composée de languettes

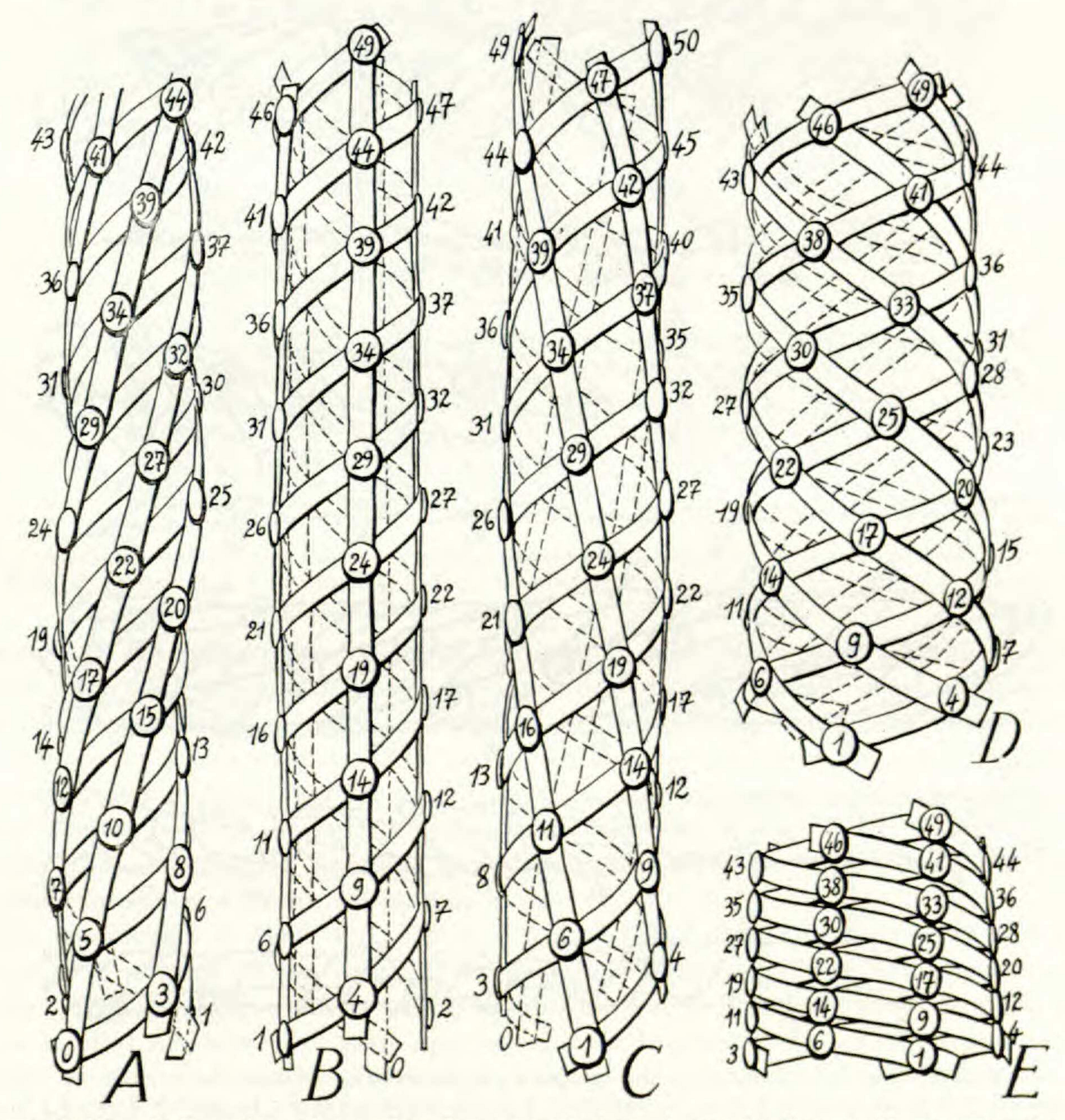


Fig. 6. — Modèle phyllotaxique dextre 3 et 5 et sa variation : A, pandaniforme ; B, avec 5 orthostiques ; C, à mailles équilatérales dressées ; D, à mailles équilatérales couchées ; E, céréiforme.

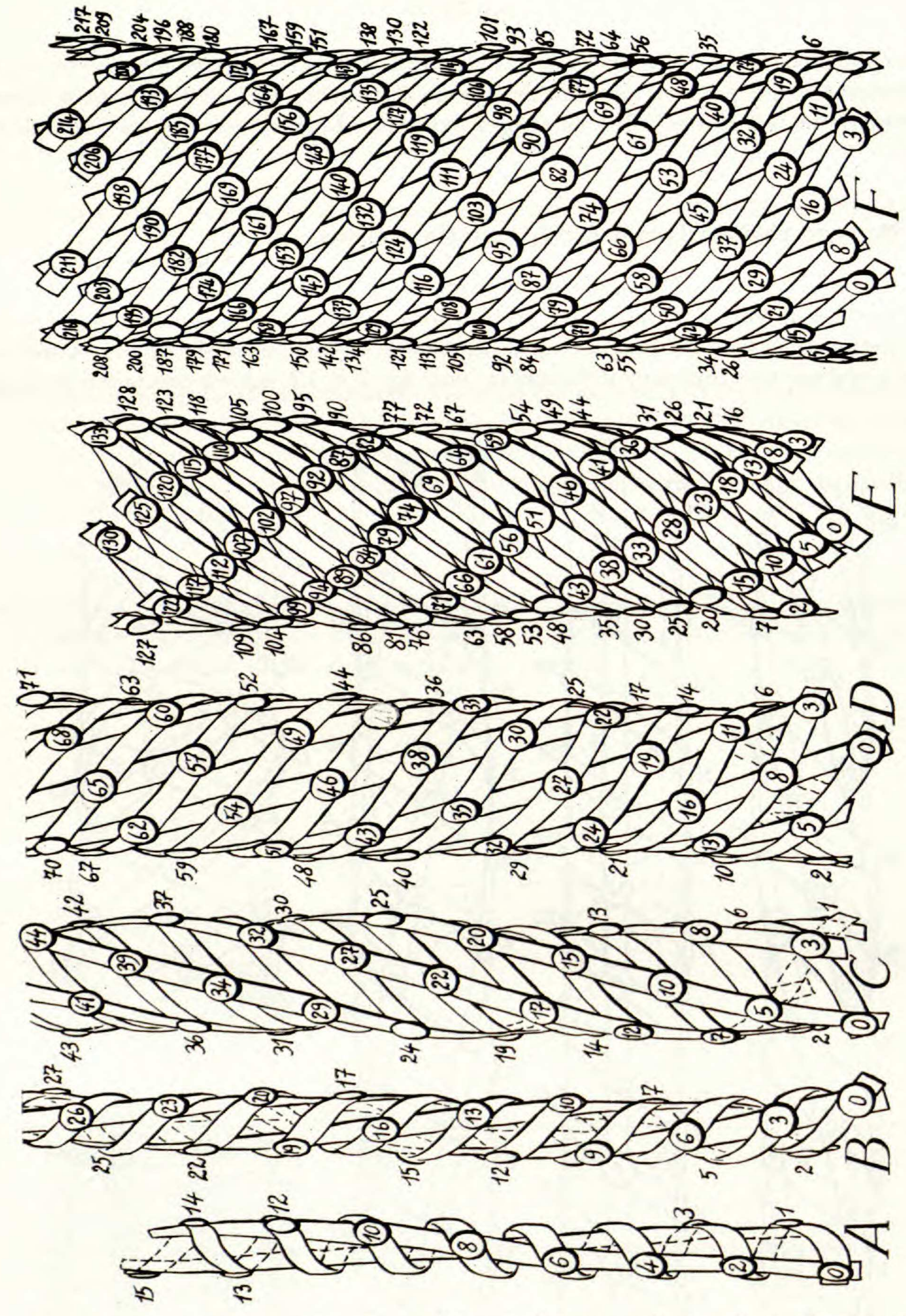


Fig. 7. — Variantes pandaniformes chez des modèles phyllotaxiques dextres de la série de Schimper : A, modèle 1 & 2 ; B, modèle 2 & 3 ; C, modèle 3 & 5 ; D, modèle 5 & 8 ; E, modèle 8 & 13 ; F, modèle 13 & 21. On remarque que A, C, et E ont des mailles anormales dextres, et que B, D et F ont des mailles anormales sénestres.

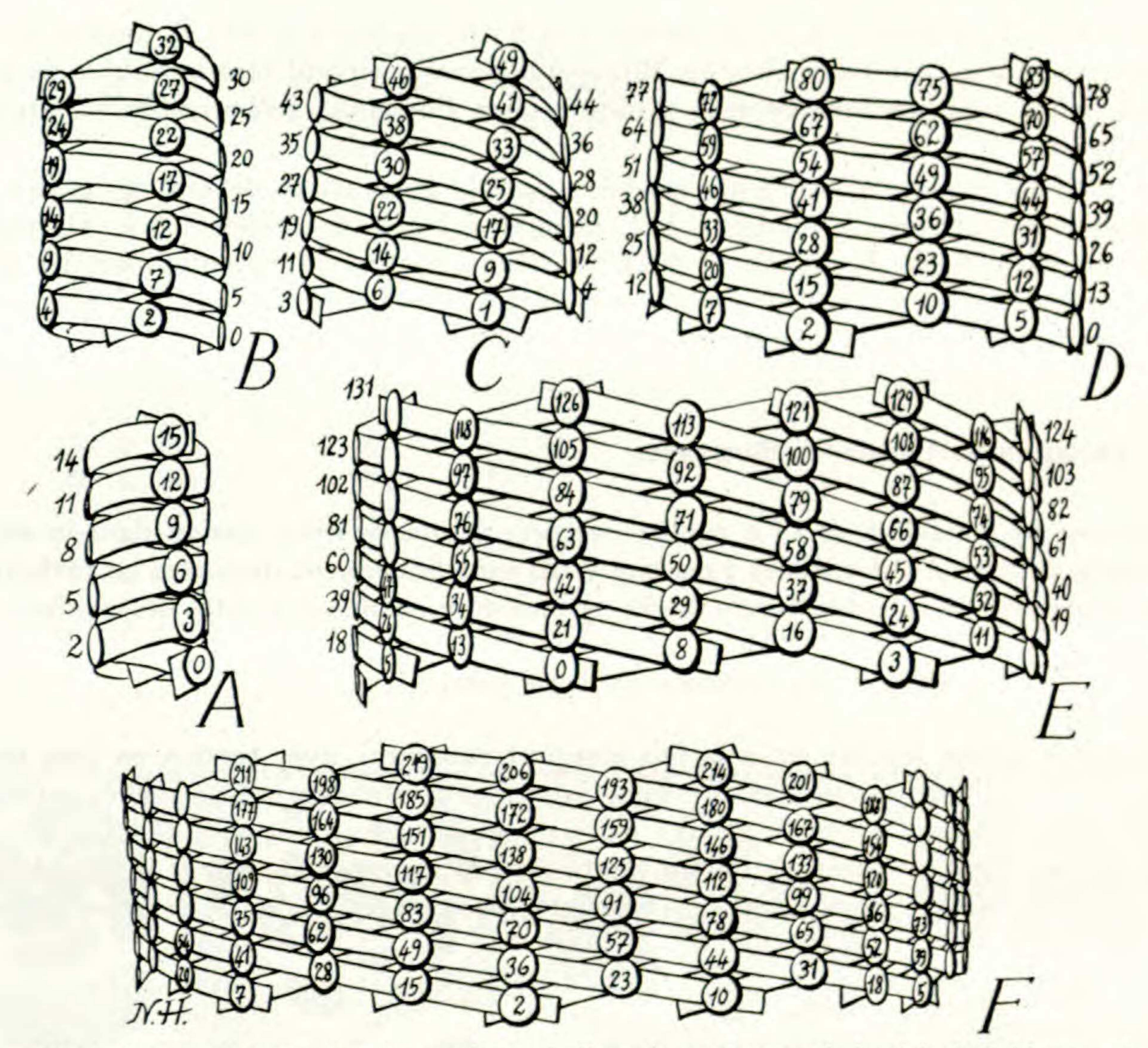


Fig. 8. — Variantes céréiformes chez des modèles phyllotaxiques dextres de la série de Schimper : A, modèle 1 & 2 ; B, modèle 2 & 3 ; C, modèle 3 & 5 ; D, modèle 5 & 8 ; E, modèle 8 & 13 ; F, modèle 13 & 21.

matérialisant des parastiques, 13 dans un sens, 8 dans l'autre. Le montage est effectué avec des punaises à dessin à pointe de section ronde ; chaque pointe est retenue par un petit prisme de liège, chaque punaise s'identifiant à une insertion foliaire de trame dense. La grille réalisée est à géométrie variable car les mailles, montées en carré, sont transformables en losanges. Les parastiques d'ordre 13 sont les plus redressées ; celles d'ordre 8 ont été choisies dextres pour que la spirale génératrice (voie courte) soit dextre. Toutes les inclinaisons que peuvent prendre les aires parastiques continues ou discontinues des cônes de Pins sont réalisables avec un tel modèle.

Des modèles 13 & 21, 5 & 8, 3 & 5, 2 & 3 et 1 & 2 sont construits de la même façon. La planche 6 montre les variations d'un modèle 3 & 5 dextre. On voit successivement : A, grille anormale oblique dextre ; B, grille anormale avec 5 orthostiques ; C, grille de transition à mailles dressées ; (on peut ajouter ici J de la planche 11, grille normale à mailles carrées) ; D, grille de transition à mailles couchées ; E, variante dite céréi forme.

La planche 7 montre différents modèles, à spirale génératrice dextre, de grilles anormales obliques à mailles dextres (A, C, E) ou sénestres (B, D, F) : A, modèle 1 & 2 ; B,

modèle 2 & 3 ; C, modèle 3 & 5 ; D, modèle 5 & 8 ; E, modèle 8 & 13 ; F, modèle 13 & 21. De telles structures, non rares chez les Monocotylédones, peuvent être qualifiées de *pandaniformes* ; elles sont particulièrement typiques chez *Pandanus halleorum* B. C. Stone, de l'île Mallicolo.

La planche 8 montre différents modèles (spirale génératrice dextre) de grilles anormales à mailles couchées : A, modèle 1 & 2 ; B, modèle 2 & 3 ; C, modèle 3 & 5 ; D, modèle 5 & 8 ; E, modèle 8 & 13 ; F, modèle 13 & 21. De telles structures, fréquentes chez des plantes grasses, peuvent être qualifiées de *céréiformes*, du nom des *Cereus* ou Cactus cierges, et font apparaître des orthostiques matérialisées par des côtes de la tige.

2. Variation de l'angle de divergence

Prenons un modèle 8 & 13 à mailles carrées ; étirons-le avec torsion dans le sens des parastiques dextres d'ordre 8 ; les parastiques 13 sont finalement disposées en orthostiques et il est alors aisé de calculer l'angle de divergence correspondant à cette disposition, on a :

$$x = \frac{360^{\circ} \times 5}{13} = 138^{\circ},46 \text{ (au centième de degré près).}$$

Quand le même modèle est à la fois élargi et raccourci, avec torsion en sens inverse, on obtient une grille anormale à mailles couchées ; il se dessine alors de nouvelles parastiques très redressées, presque des orthostiques, qui partagent la couronne en $8 + 13 = 21$ bandes longitudinales. Un tassement plus complet du modèle, non pratiquement réalisable, aboutirait à l'obtention de 21 orthostiques. Dans cette position les angles de divergence seraient sensiblement plus petits : $x' = \frac{360 \times 8}{21} = 137^{\circ},14$. Or cet angle limite est très aisément obtenu avec un modèle 13 & 21. On a ainsi :

avec un modèle 8 & 13 ... $x > \gamma > x'$
— 13 & 21 ... $x' < \gamma < x''$
— 21 & 34 ... $x'' > \gamma > '''$, etc.

Dans chaque modèle, la moyenne des deux valeurs obtenues donnerait ainsi une approximation de l' « angle d'or » ou γ, soit pour le modèle 8 & 13 : $\frac{138^{\circ},46 + 137^{\circ},14}{2} = 137^{\circ},8$ avec une « fourchette » de $1^{\circ},3$. Le tableau qui suit donne pour chaque modèle une valeur moyenne approchée de γ.

Cas n°	Modèle	Nb. d'orthostiques en position étirée	Angle de divergence * sup^r (+) ou inf^r (—) à γ		Fourchette *	Moyenne * > γ	# γ	< γ
1	1 & 2	2	180	(+)	60	150		
2	2 & 3	3	120	(—)	24			132
3	3 & 5	5	144	(+)	9	139,5		
4	5 & 8	8	135	(—)	3,4615			136,7307
5	8 & 13	13	138,4615	(+)	1,3187	137,8021		
6	13 & 21	21	137,1428	(—)	0,5042			137,3949
7	21 & 34	34	137,6470	(+)	0,1925	137,5508		
8	34 & 55	55	137,4545	(—)	0,0735			137,4913
9	55 & 89	89	137,5280	(+)	0,0280	137,5114		
10	89 & 144	144	137,5	(—)	0,0107			137,5053
11	144 & 233	233	137,5107	(+)	0,0040	137,5086		
12	233 & 377	377	137,5066	(—)	0,0015			137,5074
13	377 & 610	610	137,5081	(+)	0,0005		137,5077	
14	610 & 987	987	137,5075	(—)	0,0002		137,5077	
15	987 & 1 597	1 597	137,5078	(+)	0,0000		137,5077	

* En degrés avec décimales.

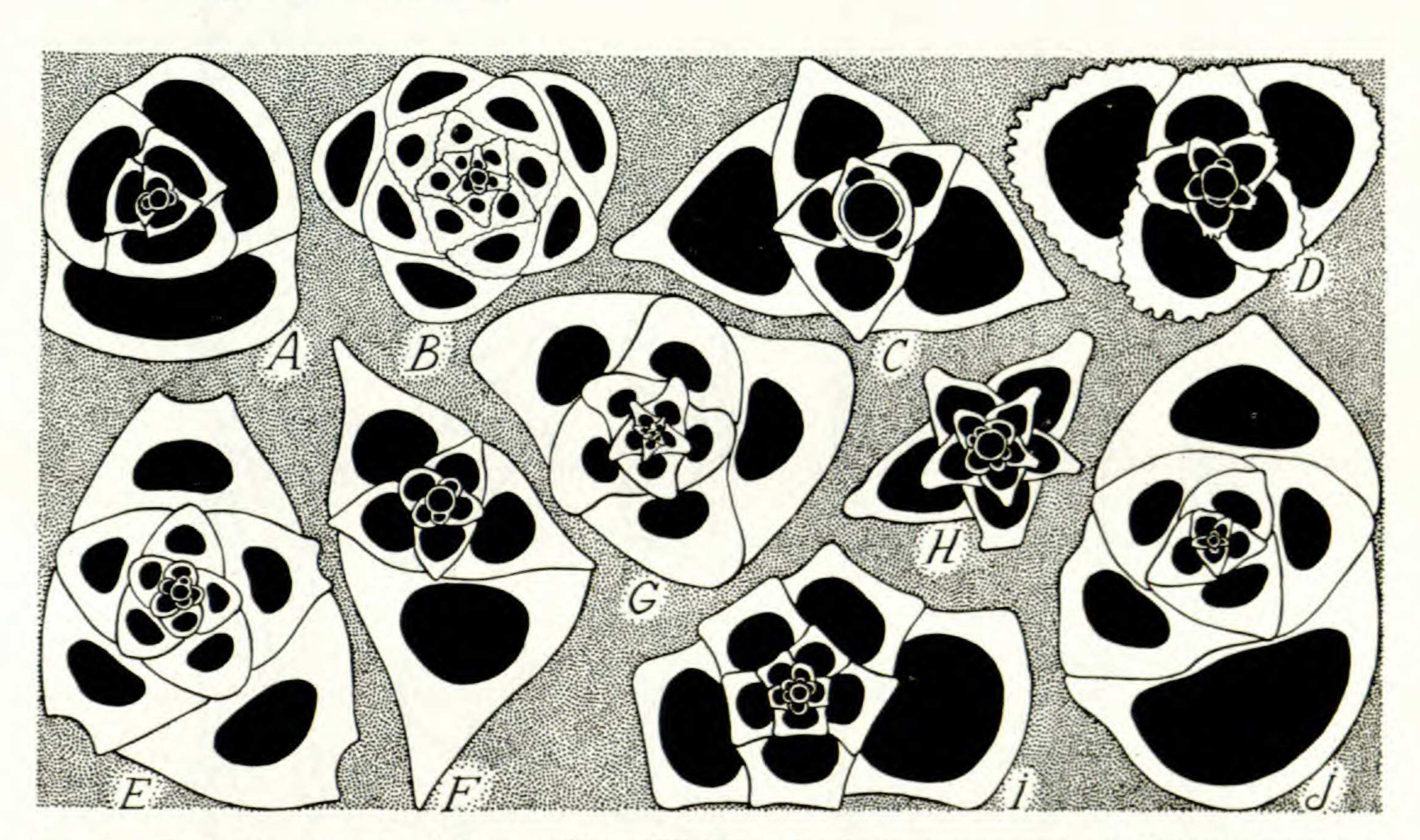


Fig. 9. — Coupes transversales de Foraminifères Miliolidae (d'après Schlumberger) : A, *Triloculina marioni* Schlumb., 0,8 mm, 128° ; B, *Pentellina douvillei* Schlumb., 1,2 mm, 138° ; C, *Adelosina laevigata* d'Orb., 1,3 mm, 142° ; D, *Quinqueloculina undulata* d'Orb., 0,68 mm, 142° ; E, *Pentellina chalmasii* Schlumb. 0,4 mm, 143° ; F, *Adelosina bicornis* W. et J., 0,3 mm, 143° ; G, *Quinqueloculina seminulum* Linné, 0,7 mm, 143° ; H, *Q. stelligera* Schlumb., 0,2 mm, 143° ; I, *Q. rugosa* d'Orb., 0,5 mm, 144° ; J, *Q. vulgaris* d'Orb., 1,3 mm, 144°. — La dimension est celle de la plus grande longueur de la coupe. L'angle d'insertion des loges est mesuré à partir des 6 ou 8 plus grandes loges.

Les quatre premiers cas du tableau ci-dessus se rapportent à des modèles de faible densité foliaire, cas de beaucoup de nos plantes modernes. Les fourchettes sont alors larges et l'angle de divergence s'accommode de solutions très ouvertes comme 180° ou 144°, réalisées facilement avec les modèles 1 & 2 ou 3 & 5, ou plus fermées comme 120° et 135°, qui s'obtiennent avec les modèles 2 & 3 ou 5 & 8. A partir du 13e cas, les fourchettes sont si étroites qu'une valeur de 137°, 5077 (= 137°30'27", 72) est une approximation extrêmement fine de l'angle d'or γ habituellement présenté par la méthode classique des fractions continues.

Il est intéressant de comparer ces dispositions phyllotaxiques à l'arrangement des loges que l'on observe chez certains Foraminifères. Les angles de divergence des loges sont souvent de 180° chez *Spiroloculina* et *Polymorphina*, de 144° chez *Quinqueloculina* et *Guttulina*, de 120° chez *Cruciloculina* et *Triloculina*. Divers genres de Miliolidae ayant des angles de divergence des loges compris entre 128° et 148°, nous y avons recherché des valeurs proches de 137°,5, sans grand succès reconnaissons-le : les angles les plus fréquents sont 142° à 144° ; sur plusieurs dizaines d'espèces, un seul cas montra 138° (fig. 9B), les mesures

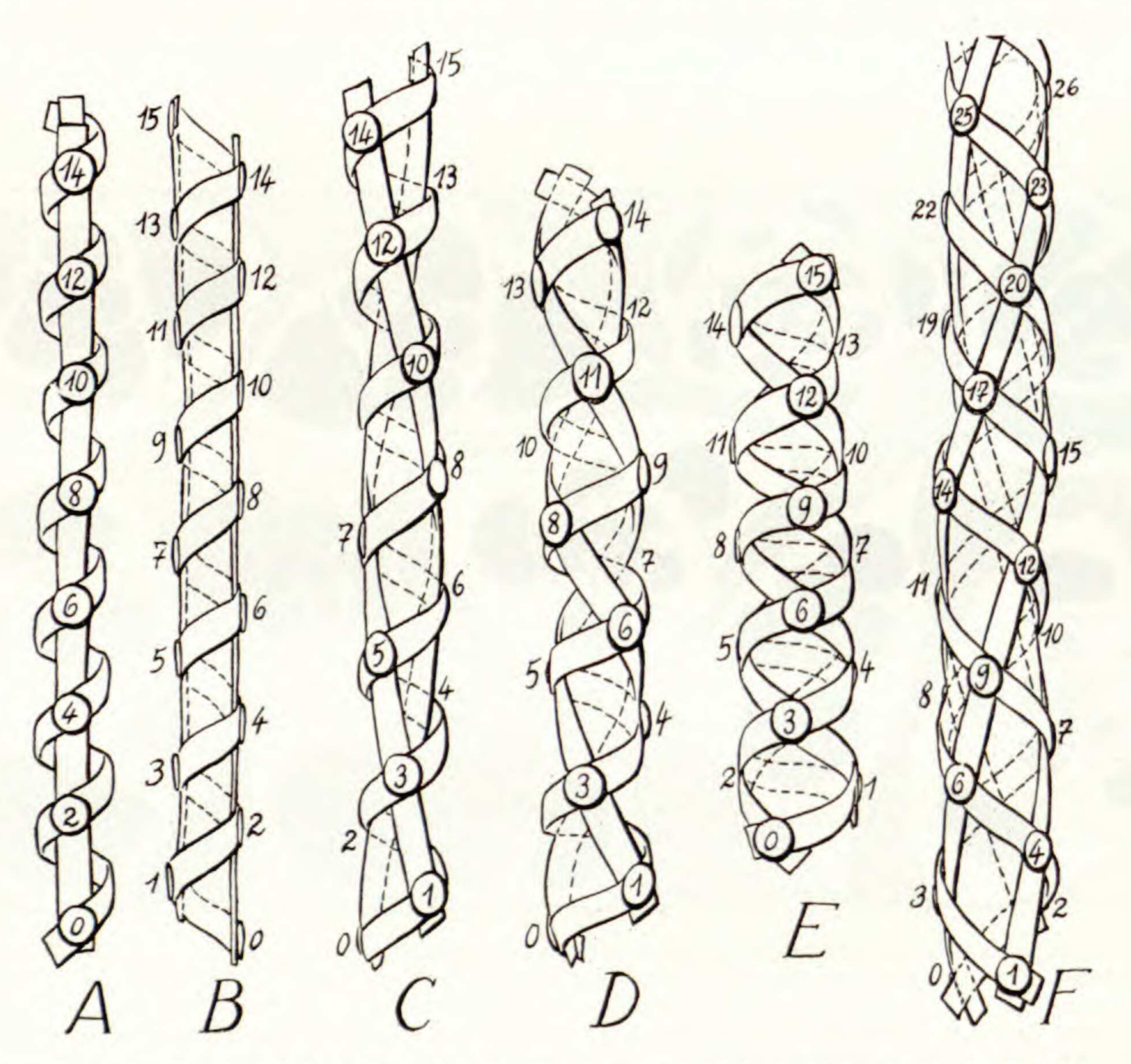


Fig. 10. — Passage d'un modèle phyllotaxique dextre à un autre dans la série principale de Schimper (voir texte p. 85) : A-E, modèle 1 & 2 ; F, modèle 2 & 3

étant prises sur les belles figures de Schlumberger (1886, 1893, 1905). On note aussi que les tests de certaines espèces ont une disposition en spire trochoïde variant progressivement avec l'âge, tandis que d'autres montrent un brusque changement d'angle à la fin de la période de jeunesse. Nous sommes redevables à Mme Y. Le Calvez, du Laboratoire de Micropaléontologie du Muséum, d'informations sur ce sujet qui, malgré son intérêt, aurait été peu étudié (cf. Cushman & Osawa, 1930).

3. **Continuité entre les modèles articulés**

Les planches 10 à 12 (détails A à S) montrent le mode de passage d'un modèle à l'autre, des plus pauvres en parastiques articulées aux plus riches (tous avec spirale génératrice dextre) : A à E figurent différentes positions d'un modèle 1 & 2 ; en A et B les orthostiques sont d'ordre 2, l'angle de divergence est 180° ce qui correspond à des feuilles distiques, la spirale d'ordre 1 (génératrice) pourrait aussi bien être inversée et alors sénestre, les mailles sont équilatérales dressées ; en C, les mailles sont intermédiaires entre les équilatérales et les carrées ; en D, les mailles sont carrées ; en E, elles sont équilatérales couchées et homologues de celles de F : on le constate en comparant par exemple E9-10-11-12 et F9-10-11-12 (numéros des nœuds sur les fig. E et F).

Vues F à H figurant différentes positions d'un modèle 2 & 3 : F (voir E) a des mailles équilatérales dressées ; G a des mailles carrées ; H a des mailles équilatérales couchées homologues de I : on le constate en comparant par exemple H9-11-12-14 à I11-13-14-16.

Vues I à K figurant un modèle 3 & 5 : I (voir H) a des mailles équilatérales dressées ; J a des mailles carrées ; K a des mailles équilatérales couchées homologues de L : comparer par exemple K17-22-25-30 et L18-23-26-31.

L à N figurent un modèle 5 & 8 : L (voir K) a des mailles équilatérales dressées ; M a des mailles carrées ; N a des mailles équilatérales couchées homologues de O : comparer N0-5-8-13 et O0-5-8-13.

O à Q figurent un modèle 8 & 13 : O (voir N) a des mailles équilatérales dressées ; P a des mailles carrées ; Q a des mailles équilatérales couchées homologues de R : comparer Q16-24-29-37 et R18-26-31-39.

R et S appartiennent à un modèle 13 & 21 : R (voir Q) a des mailles équilatérales dressées ; la forme à mailles carrées a été omise entre R et S ; S est à mailles équilatérales couchées homologues d'un modèle d'ordre supérieur présentant des mailles équilatérales dressées.

Le passage à des modèles de plus en plus riches en parastiques peut se poursuivre suivant le même mécanisme, suivant les termes de la série de Fibonacci, sans modifications autres que celles qui découlent d'éventuelles altérations.

Remarques : Bien que de modèles différents, E et F ont un même diamètre ; il en est respectivement de même de H et I, de K et L, N et O, Q et R. Ainsi l'accroissement progressif en diamètre se fait, dans chaque modèle, entre la forme à mailles équilatérales dressées et la forme à mailles équilatérales couchées. Le relai des liaisons parastiques n'implique pas de variation de diamètre dans les conditions de notre démonstration. Si l'on veut caractériser une trame quelconque par deux séries de parastiques, les principales, l'une dextre et l'autre sénestre, les trames carrées ou subcarrées (intermédiaires entre les formes équilatérales) ne fournissent qu'une solution ; les trames équilatérales, les trames pandaniformes et les trames céréiformes se prêtent toutes à deux solutions.

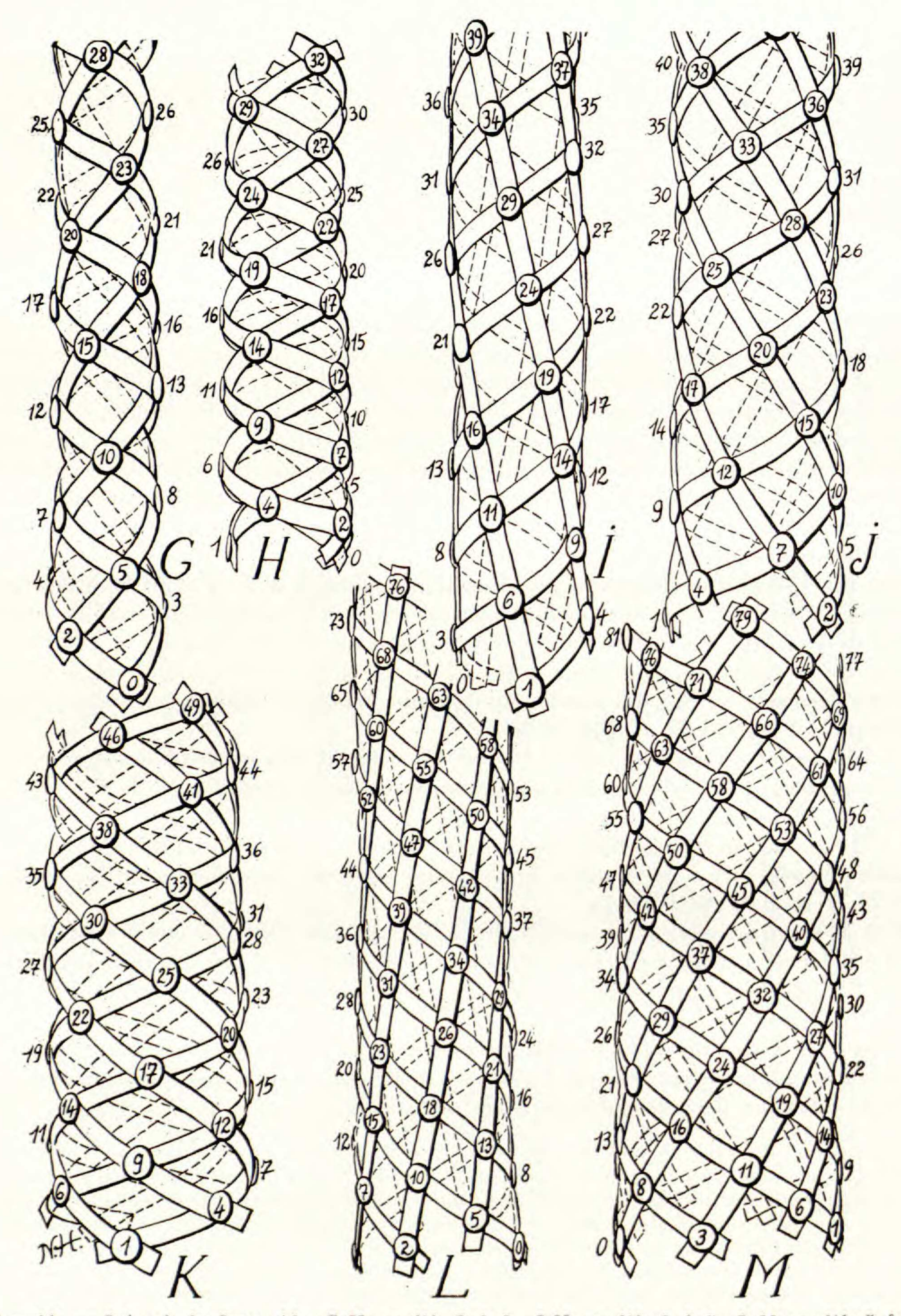


Fig. 11. — Suite de la figure 10 : G-H, modèle 2 & 3 ; I-K, modèle 3 & 5 ; L-M, modèle 5 & 8.

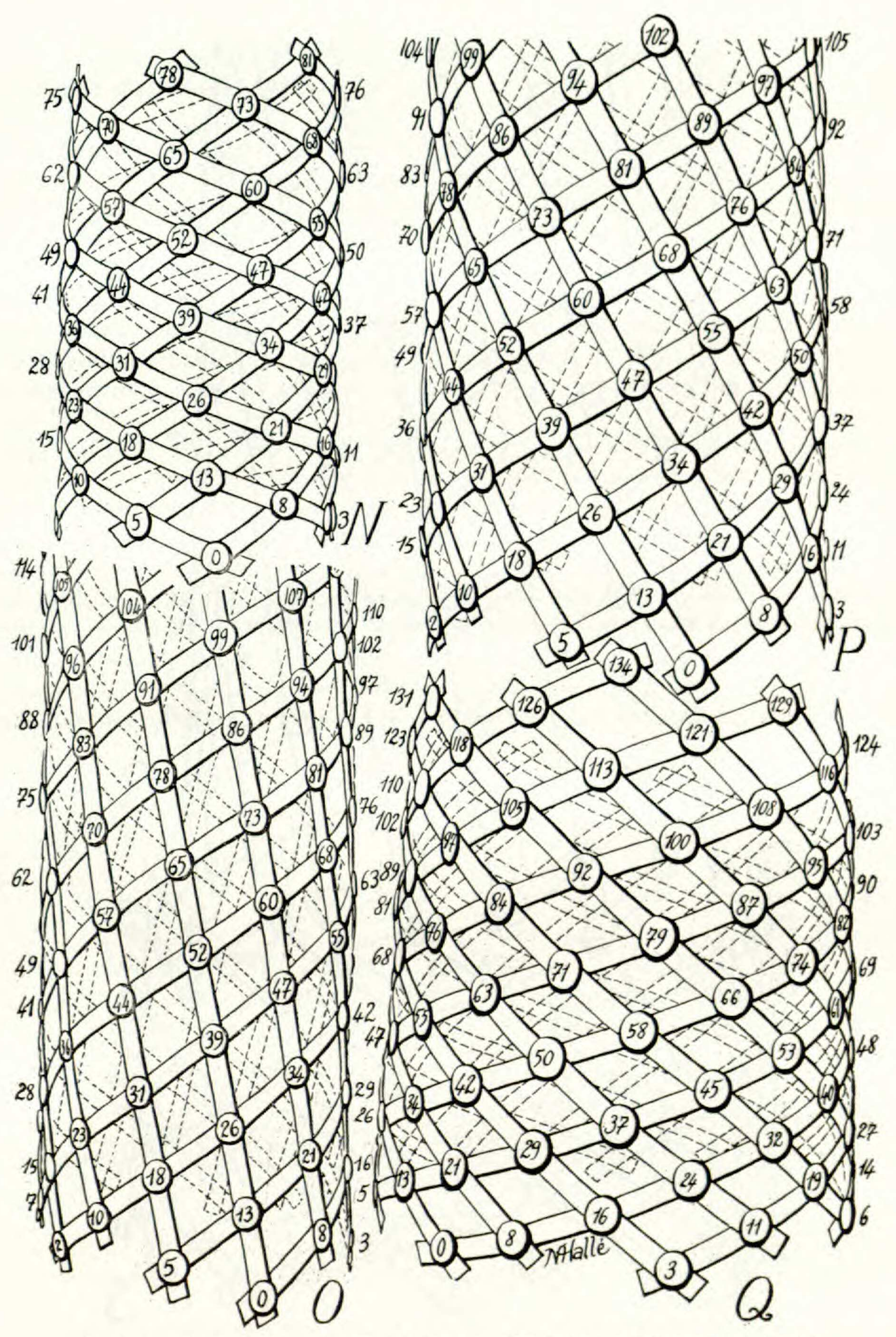


Fig. 12. — Suite des figures 10 et 11 ; N, modèle 5 & 8 ; O-Q, modèle 8 & 13.

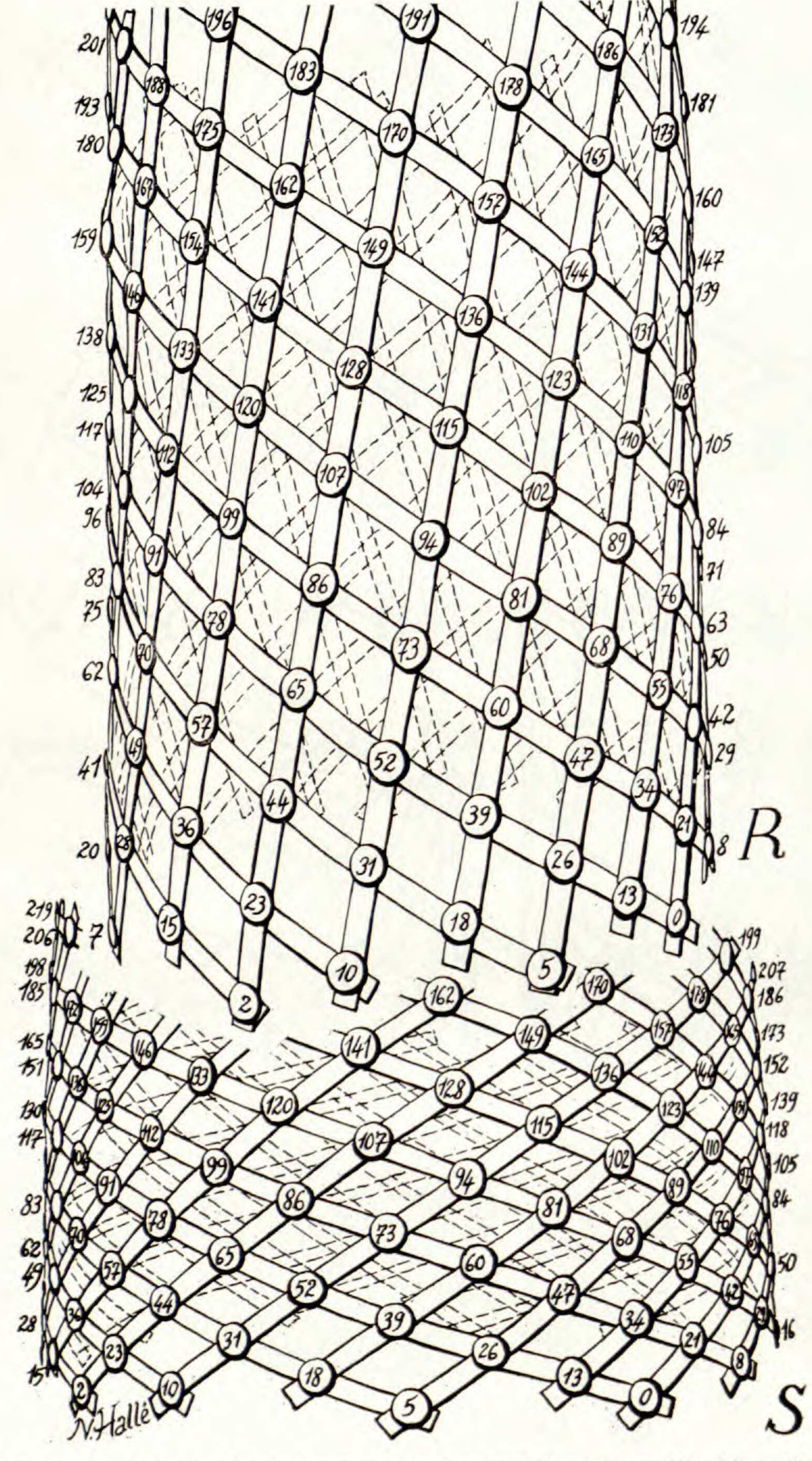


Fig. 13. — Suite des trois figures précédentes : R et S, modèle 13 & 21.

4. Causes d'altération

Pour tous les cas figurés ci-dessus, il serait très facile et présentement superflu de citer des exemples concrets ; et ceux-là n'épuiseraient pas, et de loin, les possibilités des arrangements phyllotaxiques. Jusqu'ici tous nos modèles se référaient à la série de Fibonacci qui constitue la série principale de Schimper (1/2, 1/3, 2/5, 3/8 etc. selon la notation classique que nous préférons remplacer par 1 & 2, 2 & 3, 3 & 5, 5 & 8, etc.). Or, comme on le sait, des arrangements différents découlent souvent de modifications de la série principale. On en trouve notamment l'origine dans la fusion de deux primordiums foliaires ou au contraire dans le dédoublement d'un primordium. On en connaît de nombreux cas. Nous nous arrêterons seulement à celui du curieux cône de Pin que voici : un lot parfaitement normal de fruits de *Pinus pinaster* Ait., de modèle 8 & 13 en zone 1 (N. Hallé, 1979) contenait un cône anormal isolé, de modèle 11 & 18 en zone 1 (région inférieure à moyenne). Cela nous paraît révéler en amont, c'est-à-dire vers la base de l'axe porteur, un vraisemblable dédoublement de primordium d'où découlerait la référence à une série secondaire de Schimper : 1/3, 1/4, 2/7, 3/11, 5/18, etc. En outre, en aval, dans son tiers supérieur, le même cône présente deux autres remarquables anomalies, rares pour un cône de *Pinus* quoique classiques comme modifications chez nombre de parastiques foliaires ; ce sont des bifurcations de parastiques révélées avec précision par des confluences d'écailles et accompagnées de « fasciations » de graines (fig. 14). Ainsi, qu'une anomalie en amont en entraîne par régulation d'autres en aval, cela n'a rien d'étonnant avec un mécanisme aussi « typé » que celui présenté par nos modèles articulés : hypothèse d'explication qui nous paraît trouver un

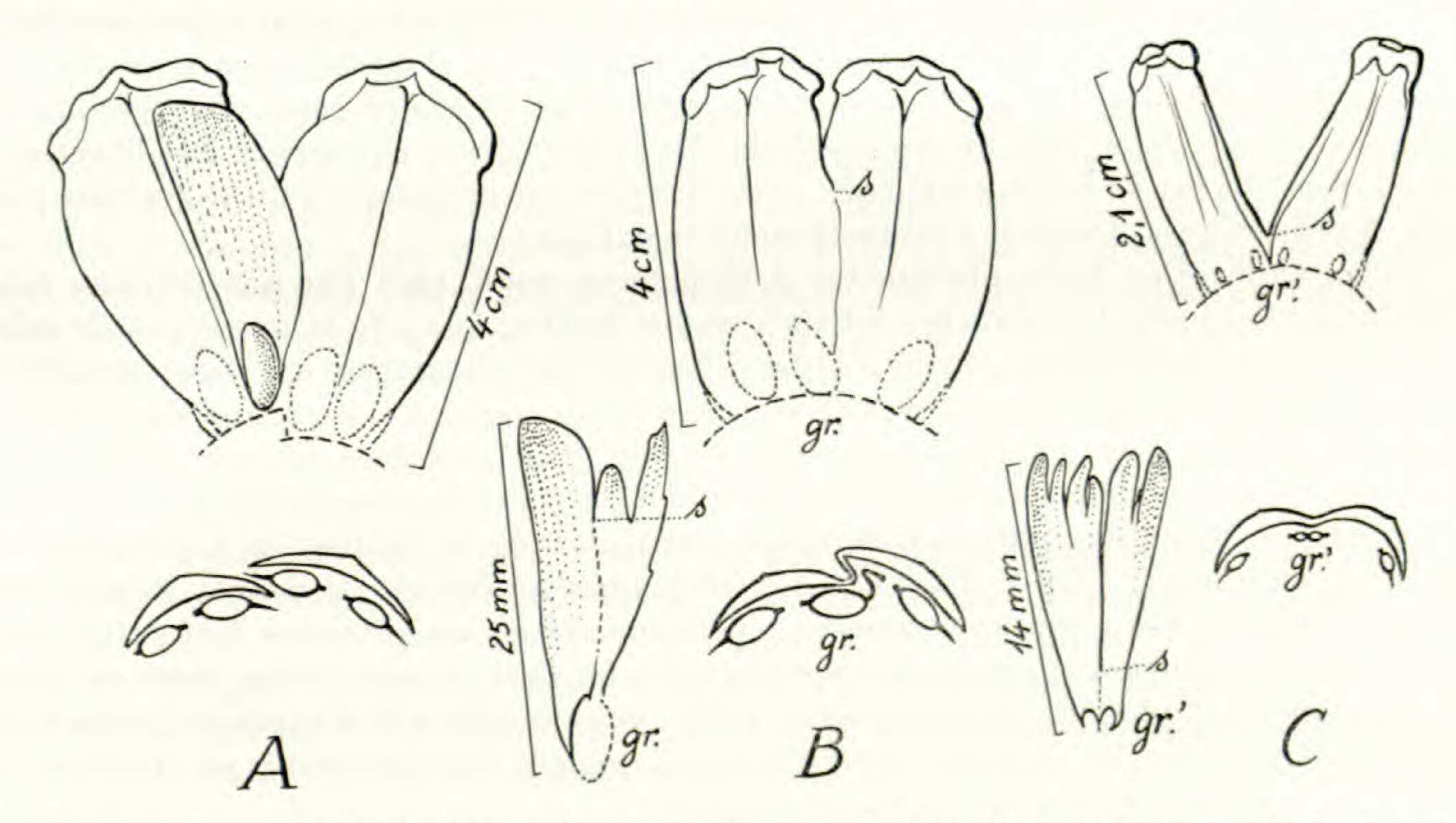


Fig. 14. — Couples d'écailles de *Pinus pinaster* Ait. vues par la face adaxiale et schémas de coupes transversales : A, cas normal avec une graine en place ; B, première anomalie et graine à aile double ; C, seconde anomalie et graine double ; s, niveau supérieur de soudure.

appui dans un travail de Leigh (1972) dont voici la principale conclusion adaptée de l'américain : « un angle constant de 137°,5 assure une régulière distribution des feuilles autour de la tige à chaque étape de la croissance. Un angle différent pourrait produire une plus égale distribution à une étape donnée, mais aux dépens de chevauchements excessifs ultérieurs ». Or, dans les séries qui sont autres que la principale de Schimper, les angles de divergence sont très différents : environ 100° avec un modèle 11 & 18 !

IV. Conclusions

La phyllotaxie théorique de C. de Candolle illustrée par son appareil de démonstration (1895), peut être qualifiée d'évoluée ou de stabilisée, voire statique en ce qu'elle refuse à l'axe toute possibilité de torsion si faible soit-elle, et cela ne correspond pas à la réalité ; elle nous paraît cependant exprimer assez bien la phase morphologique finale déjà fixée par la vascularisation de la tige : elle s'accompagne tantôt d'allongements qui étirent les grilles, tantôt de croissances notables en diamètre qui les écrasent ; elle nie tout ajustement des angles de divergence. En ce dernier point elle ignore une aptitude essentielle de la phase juvénile du développement (voir les fourchettes des cas 1 à 5 du tableau p. 83).

Il semble que notre nouvelle méthode des modèles articulés illustre au contraire une phase primitive et dynamique de la phyllotaxie, éclairant d'un jour nouveau le stade juvénile des arrangements foliaires, précisément avant la stabilisation définitive liée aux structures vasculaires internes. Nos modèles cylindriques et observés latéralement complètent utilement les coupes transversales de bourgeons et les représentations par diagrammes. La nécessité de légères torsions de l'axe, ou au moins de sa région apicale, est déduite des mouvements de nos modèles. Si les énormes bourgeons multifoliés des pachycaules se suffisent de torsions pratiquement nulles, comme le montrent bien les fourchettes des cas 11 à 15 (tabl. p. 83), d'autres structures primitives extrêmes, pandaniformes ou céréiformes, impliquent au contraire, plus qu'une aptitude, des performances en matière de « libration ». Même lorsqu'elle est de faible amplitude, cette dernière est nécessaire à toute fixation ultérieure d'orthostiques d'intérêt éventuellement spécifique.

Notre explication de la phyllotaxie se caractérise aussi, tant par une certaine fixité de triangulation entre les ébauches foliaires ou les feuilles, que par la possibilité de relais entre jeux de parastiques prioritaires d'ordre différent. Une illustration approchée du phénomène pourrait être suggérée par un mobile spatial n'échappant à l'attraction d'un système astral que pour se plier à celle d'un autre système. Chez certaines plantes qualifiées de primitives des dispositions foliaires en trames équilatérales denses dépourvues d'orthostiques, perpétuent certaines des plus remarquables particularités de fossiles du Carbonifère (F. Hallé et Oldeman, 1970 : 135-142). Les structures primitives à trames denses nous paraissent éclairer beaucoup les structures plus modernes de nos plantes à fleurs. Un mécanisme uniforme assurant la production des ébauches foliaires, et suivi d'une phase de plasticité angulaire, par phyllotaxie dynamique, suffit, nous semble-t-il, à expliquer, avec le jeu des altérations, tous les arrangements ultérieurs, malgré leur diversité, en modèles non verticillés, et même certains cas parmi ces derniers.

Les superpositions foliaires souvent recherchées systématiquement à la suite de Braun exemple : Eichler, *Mart. Fl. Bras.*, 4 (1), tab. 111, 1863), ne méritent souvent pas la consi-

dération qu'on leur accorde. Ainsi un modèle articulé 8 & 13 peut donner, en mailles normales, des superpositions aussi variées que 13, 21, 34, 47, 55, 60, 73, 76 orthostiques. Il n'y a aucune raison de fixer avec DE CANDOLLE le nombre des orthostiques à 55 plutôt qu'à 21 ou 13, pour n'étudier comme seules variables que les longueurs et les diamètres des rameaux.

Notre méthode empirique et pratique, bien que comportant encore certains aspects hypothétiques, dépasse beaucoup la méthode statique de C. DE CANDOLLE. Il semble que confrontée finement aux faits ontogéniques qui ne sont pas de notre spécialité, elle se prêtera, malgré la disgrâce actuelle et sans doute passagère de la phyllotaxie classique en France, à des enrichissements qui permettront de mieux connaître les plantes.

REMARQUES SUR LE MÉMOIRE DE N. HALLÉ

par Michel GUÉDÈS

Le travail de N. HALLÉ est inspiré d'idées neuves formées au contact direct de certains faits. Il est mené indépendamment des conceptions de la plupart des théoriciens, et même de la plupart des autres observateurs. Par là il évite la lourdeur de trop de productions savantes, mais il semble utile de placer ses résultats dans la perspective de l'ensemble des données phyllotaxiques, trop rarement exposées de nos jours au lecteur français.

Il n'est plus douteux depuis les observations de CHURCH (1901, 1920) et de HIRMER (1931, 1934) que dans la plupart des cas de phyllotaxie spiralée, les orthostiques n'existent pas dans le bourgeon dont naît la tige. Comme le voulaient les BRAVAIS (1837), les feuilles des tiges à phyllotaxie spiralée sont « curvisériées ». Les orthostiques, considérées dans le bourgeon, sont en fait des spires ou des hélices très redressées, qui assez souvent deviennent des génératrices de la tige après que celle-ci se soit allongée. Il y a cinq de ces spires dans le cas de la phyllotaxie quinconciale usuelle (fig. 15A) où l'angle de divergence est classiquement considéré comme valant 2/5 de circonférence, soit 144°. Ces spires ou hélices n'ont rien à voir bien entendu avec les hélices foliaires multiples envisagées par L. PLANTEFOL et son école. Celles-ci sont des parastiques de contact. Dans le cas de la phyllotaxie quinconciale on peut tracer deux de ces parastiques dans un sens et trois dans l'autre, et l'un ou l'autre de ces deux ensembles est alors choisi, arbitrairement il faut le dire, comme ayant la valeur d'hélices foliaires « génétiques ».

S'il n'y a point d'orthostiques vraies, c'est que l'angle de divergence n'est pas en réalité une fraction rationnelle de la circonférence. Les mesures de CHURCH et de HIRMER, puis celles de FUJITA (1937, 1939, 1964) et de LEIGH (1972) ont confirmé que les valeurs des angles de divergence observées dans les phyllotaxies diverses sont au moins en moyenne extrêmement proches de la valeur limite de la série de Fibonacci à laquelle appartient la fraction qui *semble* caractériser la phyllotaxie de la tige allongée. Une tige de phyllotaxie quinconciale, considérée à l'état de bourgeon, montre des angles de divergence de 137 à 138°, bien voisins de la limite de la série 1/2, 1/3, 2/5, 3/8 ... à laquelle appartient la fraction 2/5. Cette limite est de 137°30′ environ. La phyllotaxie 3/8 appartient à la même série,